云 南 植 物 研 究 2007，29 (6)：632～638
Acta Botanica Yunnanica

拟南芥属与盐芥属的亲缘关系：叶表皮和分子证据*

孙稚颖[1,2]，张学杰[1]，李法曾[1**]
(1 山东师范大学生命科学学院，山东 济南 250014；2 山东中医药大学药学院，山东 济南 250014)

摘要：观察了拟南芥属、盐芥属以及相关属的叶表皮微形态特征，并测定了叶绿体 DNA 的 *trn*L 内含子和 *trn*L-F 基因间隔区序列，对这两个属的亲缘关系进行了比较研究。研究结果初步表明：盐芥属与拟南芥属之间的亲缘关系较远，前者应置于大蒜芥族，与该族中的山嵛菜属关系最近；后者则应放在南芥族而不是大蒜芥族。

关键词：拟南芥属；盐芥属；系统学；叶表皮；*trn*L 内含子和 *trn*L-F 基因间隔区
中图分类号：Q 944，Q 943 **文献标识码**：A **文章编号**：0253-2700 (2007) 06-632-07

Phylogenetic Relationship between *Arabidopsis* and *Thellungiella* (Cruciferae): Evidence from Leaf Epidermal Features and Chloroplast Sequence Analysis

SUN Zhi-Ying[1,2], ZHANG Xue-Jie[1], LI Fa-Zeng[1**]
(1 *College of Life Science of Shandong Normal University*, Ji'nan 250014, China;
2 *College of Chinese Medicine of Shandong University of Traditional Chinese Medicine*, Ji'nan 250014, China)

Abstract: Systematics relationship of *Arabidopsis*, *Thellungiella* and related genera (Brassicaceae) from China were studied using leaf epidermal features and sequence analysis of the chloroplast DNA (cpDNA) *trn*L intron and *trn*L-F spacer. The results of this study indicate that *Thellungiella* is far away from *Arabidopsis* and should be put in *Sisymbrieae*. Within *Sisymbrieae*, it is closely related to *Eutrema*. However, *Arabidopsis* should be in Arabideae rather than Sisymbrieae.

Key words: *Arabidopsis*; *Thellungiella*; Systematics; Leaf epidermis; *trn*L intron and *trn*L-F spacer

盐芥属 (*Thellungiella*) 是 Schulz (1924) 根据大蒜芥属 (*Sisymbrium*) 分离出来的两个种建立的，即盐芥 *Th. salsuginea* (Pall.) O. E. Schulz 和小盐芥 *Th. halophila* (C. A. May) O. E. Schulz，并指定前者为模式种。在此之前，Busch (1913) 曾将盐芥从大蒜芥属中转移到拟南芥属 (*Arabidopsis*) 中重新组合成 *A. salsuginea* (Pall.) Busch。Al-Shehbaz and O'Kane (1995) 认为盐芥属应为一独立的属，并指出该属与拟南芥属近缘。在中国植物志英文版 (Zhou 等，2001) 中，盐芥属含有 3 个种。拟南芥属是 Heynhold 建立的，拟南芥 *A. thaliana* (Linnaeus) Heynhold 是该属保留模式。该属的种类曾被放入南芥属 (*Arabis*) 或者大蒜芥属中。经过近年来一系列的分类修订研究，拟南芥属目前仅包括 9 个种 (Al-Shehbaz and O'Kane，1999，2002；O'Kane Jr and Al-Shehbaz，2003)。我国有拟南芥属植物 1 种 2 亚种 (Zhou 等，2001)。

O. E. Schulz (1936) 建立的十字花科分类系统中把盐芥属放在了大蒜芥族 (Sisymbrieae) 的肉叶荠亚族 (Brayinae) 中，拟南芥属放在大蒜芥族的拟南芥亚族 (Arabidopsidinae) 中。而

* 基金项目：山东省自然科学基金项目 (Z-2002D04)
** 通讯作者：Author for correspondence; E-mail: lifz@sdnu.edu.cn; Tel: 0531-86180718
收稿日期：2007-02-07，2007-05-08 接受发表
作者简介：孙稚颖 (1971-) 女，讲师，博士，主要从事植物分类与资源研究。

1987 年出版的《中国植物志》第 33 卷（周太炎等，1987）中，盐芥属仍放在原来的亚族中，但却把拟南芥属放在了南芥族（Arabideae），远离了盐芥属。Al-Shehbaz 等在《Flora of China》（Vol.8）没有划分族和亚族，但各属的排列顺序基本与 1987 年出版的《中国植物志》相似，拟南芥属靠近南芥属，与盐芥属相距仍然很远。然而，在 2003 年出版的《中国被子植物科属综论》(吴征镒等，2003）中，采用 Takhtajan （1997）系统，拟南芥属与盐芥属又均被放在了大蒜芥族。因此拟南芥属与盐芥属的系统位置究竟如何值得从形态学和分子系统学方面进行深入研究。

拟南芥被作为现代分子生物学研究的模式植物，而盐芥同样具有生长周期短、染色体数目少（$n=7$），耐盐性较强等特征，在耐逆植物学研究中，已被越来越多的学者接受作为盐生模式植物（Zhu，2001；Inan 等，2004；TajiT 等，2004；Volkov 等，2004；Wang 等，2004），因此探讨清楚它们的系统关系不仅具有理论意义，而且有重要的实践意义。

近年来国外涉及拟南芥属与盐芥属植物的研究有些报道，如 Galloway 等（1998）探讨了核基因 ADC 在植物系统分类研究中的应用价值；Heenan 等（2002）利用 nrDNAITS 序列对新西兰粗杆芥属（*Pachycladon*）复合体进行了研究；O'Kane and Al-Shehbaz（2003）利用 nrDNAITS 序列对拟南芥属及其相关属植物进行了研究；Al-Shehbaz 等（2006）主要依据 *ndh*F 叶绿体基因序列（Beilstein 等，2006）以及对形态上的重新认识，对十字花科植物进行了修订，将十字花科划分为 25 族；Bailey 等（2006）利用 746 个 nrDNAITS 序列对上述 25 族进行了评价，认为多数族是单系的；Warwick 等（2006）基于 nrDNAITS 序列研究了 *Arabis arenicola* 的系统位置，并对寒原荠属（*Aphragmus*）和山嵛菜属（*Eutrema*）进行了界定，提出应扩大山嵛菜属范围，包括盐芥属、沟子荠属（*Taphrospermum*）以及堇叶芥属（*Neomartinella*）等。从以上最新研究可以看出，拟南芥属与盐芥属可能具有较远的亲缘关系。

叶表皮微形态可作为分类学的性状依据，并且在一定程度上能反映出类群间的系统关系（潘开玉等，1990；陈之端和张志耘，1991；杨冬之等，2000，洪亚平等，2001；任辉等，2003）。叶绿体 *trn*L 内含子和 *trn*L-F 基因间隔区序列也被越来越多的研究证明适于用来确定属间乃至族间的系统发生关系（Bayer 等，1998，2000；Mcdade and Moody，1999；Fernandez，2001；张文蘅等，2001；王峰等，2002；王玉金和刘建全，2004）。目前，关于拟南芥属与盐芥属以及相关属的叶表皮微形态学及叶绿体 *trn*L 内含子和 *trn*L-F 基因间隔区序列的系统学研究，国内外尚未见报道。本文采用叶表皮微形态以及叶绿体 *trn*L 内含子和 *trn*L-F 基因间隔区序列分析对盐芥属、拟南芥属及其相关属植物进行了研究，旨在为确定拟南芥属与盐芥属的系统学关系提供新的证据。

1　材料和方法

1.1　叶表皮微形态的观察

研究材料均为成熟的叶片，取自腊叶标本，凭证标本见表 1（从无毛大蒜芥到硬毛南芥共计 12 种）。

叶表皮制片，取茎中部成熟叶，沸水浴 10～20 min，置 37℃恒温箱中，20% NaOCl 溶液离析，待材料呈乳白色时，蒸馏水漂洗，撕取叶片中部近主脉一侧叶上下表皮，用 1%的番红染色，再经梯度乙醇脱水，二甲苯透明，中性树胶永久封片，光学显微镜下观察拍照。

1.2　*trn*L 内含子和 *trn*L-F 基因间隔区序列的测定

1.2.1　材料来源　实验材料取自硅胶干燥，凭证标本见表 1（注：不包括圆锥南芥、耳叶南芥和硬毛南芥），其中白花菜与刺山柑序列由 GenBank 下载而来。

1.2.2　DNA 的提取　采用 CTAB 法（邹喻苹等，2001），步骤略作简化，用异丙醇沉淀出 DNA 后，离心收集沉淀，70%乙醇清洗两次后，烘干或自然风干，溶于适量灭菌双蒸水中，置 4℃冰箱中备用。

1.2.3　扩增　扩增引物为“c”5′CGAAATCGGTAGACGCTACG 3′和“f”5′ATTTGAACTGGTG ACACGAG 3′(Taberlet 等，1991)，采取整段测序，包括 *trn*L 内含子区、*trn*L 3′外显子和 *trn*L-F 基因间隔区。反应体系为 25 μl，扩增程序为 70℃ 1 min；后 94℃ 1 min，55℃ 20 s，72℃ 50 s，循环 2 次；94℃ 20 s，55℃ 20 s，72℃ 50 s，循环 38 次；72℃保温 4 min；4℃保存。扩增反应在 System 9700 PCR 仪上进行。

1.2.4　纯化　扩增产物使用大连宝生物工程有限公司生产的从琼脂糖凝胶中回收纯化 DNA 片段的试剂盒 DV301 纯化回收。

1.2.5　测序　回收产物直接由上海英骏生物技术有限公司在 3730 测序仪上完成测序，测序使用引物“c”和“f”正反链测序，必要时选择中间引物“e”和“d”(Taberlet 等，1991)。

表 1 材料来源

Table 1 Origin of material

分类群 Taxon	采集地 Locality	凭证标本 Voucher	GenBank number
无毛大蒜芥 *Sisymbrium brassiciforme*	新疆乌鲁木齐市黑山头 Heishantou, Wulumuqi, Xinjiang	孙稚颖 (Z. Y. Sun), 鲁法军 (F. J. Lu) 0405012 (SDNU)	DQ649090
多型大蒜芥 *S. polymorphum*	新疆青河林场 Qinghe forest farm, Xinjiang	李法曾 (F. Z. Li), 鲁法军 (F. J. Lu) 03071 (SDNU)	DQ649091
东方大蒜芥 *S. orientale*	山东青岛 Qingdao, Shandong	李法曾 (F. Z. Li) 89124 (SDNU)	DQ649092
无毛全叶大蒜芥 *S. luteum* var. *glabrum*	山东崂山蔚竹庵 Weizhuan, Lao Mt., Shandong	李法曾 (F. Z. Li), 孙稚颖 (Z. Y. Sun) 03036 (SDNU)	DQ649088
盐芥 *Thellungiella salsuginea*	山东师大校园 The campus of Shandong Normal University	孙稚颖等 (Z. Y. Sun *et al*.) 006 (SDNU)	DQ649089
拟南芥 *Arabidopsis thaliana*	山东艾山 Aishan Mt., Shandong	李法曾 (F. Z. Li), 孙稚颖 (Z. Y. Sun) 041070 (SDNU)	NC_000932
叶芽拟南芥 *A. halleri* subsp. *gemmifera*	吉林长白山温泉 Spring, Changbai Mt., Jilin	孙稚颖 (Z. Y. Sun), 曲畅游 (C. Y. Qu) 0405146 (SDNU)	DQ649080
琴叶拟南芥 *A. lyrata* subsp. *kamchatica*	吉林长白山温泉 Spring, Changbai Mt., Jilin	孙稚颖 (Z. Y. Sun), 曲畅游 (C. Y. Qu) 0405147 (SDNU)	DQ649084
垂果南芥 *Arabis pendula*	新疆白哈巴西 West of Baihaba, Xinjiang	李法曾 (F. Z. Li), 鲁法军 (F. J. Lu) 03067 (SDNU)	DQ649081
圆锥南芥 *A. paniculata*	四川金佛山 Jifo Mt., Sichuan	王启无 (Q. W. Wang) 5259 (NAS)	——
耳叶南芥 *A. auriculata*	新疆伊犁巩留县 Gongliu county, Yili, Xinjiang	周太炎等 (T. Y. Zhou *et al*.) 650256 (NAS)	——
硬毛南芥 *Arabis hirsuta*	新疆伊犁自治州果子沟 Guozigou, Yili, Xinjiang	周太炎等 (T. Y. Zhou *et al*.) 650919 (NAS)	——
密序山嵛菜 *Eutrema heterophylla*	新疆乌拉斯台林场 Wulasitai forest farm, Xinjiang	孙稚颖 (Z. Y. Sun), 鲁法军 (F. J. Lu) 0405118 (SDNU)	DQ649086
沟子荠 *Taphrospermum altaicum*	新疆乌鲁木齐谢家沟 Xiejiagou, Wulumuqi, Xinjiang	李法曾等 (F. Z. Li *et al*.) 0405065 (SDNU)	DQ649087
无苞芥 *Olimarabidopsis pumila*	新疆玛纳斯平原林场水库 Manasi, Xinjiang	李学禹等 (X. Y. Li *et al*.) 0305017 (SDNU)	DQ649083
旗杆芥 *Turritis glabra*	新疆白哈巴东 East of Baihaba, Xinjiang	李法曾 (F. Z. Li), 鲁法军 (F. J. Lu) 03054 (SDNU)	DQ649082
长柄芥 *Macropodium nivale*	新疆白哈巴东 East of Baihaba, Xinjiang	闫平 (P. Yan) 10867 (SDNU)	DQ649085
醉蝶花 *Cleome spinosa*	山东青岛崂山 Lao Mt., Qingdao, Shandong	孙稚颖 (Z. Y. Sun) 03056 (SDNU)	DQ649093
白花菜 *Cl. gynandra*	———	———	AY122444
刺山柑 *Capparis spinosa*	———	———	AY122422

1.2.6 **外类群的选择** 本研究选择与十字花科植物最近缘的山柑科 (Capparaceae) (APG, 2003) 的 3 个种, 即: 刺山柑 (*Capparis spinosa*)、醉蝶花 (*Cleome spinosa*)、白花菜 (*Cl. gynandra*) 为外类群。

1.2.7 **数据分析** 序列排列用 CLUSTAL X 1.83 完成, 排好的序列利用 PAUP4.0 进行系统发育分析。利用 PAUP4.0 做简约分析时, 空位始终作为缺失状态, 使用启发式 (heuristic search) 搜索最简约树, 利用 bootstrap (1000 次重复) 检验各分支的置信度。

2 实验结果

2.1 叶表皮微形态的观察结果

2.1.1 **盐芥属** 盐芥叶上、下表皮细胞均为不规则形, 垂周壁深波状, 气孔器类型为不等细胞型, 兼有少量无规则型, 叶上下表皮同形。(图版Ⅰ: 1～2)

2.1.2 **大蒜芥属** 东方大蒜芥、多型大蒜芥、无毛大蒜芥和无毛全叶大蒜芥叶上表皮细胞均为多边形, 垂周壁平直或弓形; 叶下表皮细胞均为不规则形, 垂周壁波状或浅波状, 气孔器类型为不等细胞型, 兼有少量无规则型, 叶上下表皮不同形。(图版Ⅰ: 3～10)

2.1.3 **拟南芥属** 拟南芥、叶芽拟南芥和琴叶拟南芥叶上、下表皮细胞均为不规则形, 叶上表皮细胞垂周壁为浅波状, 叶下表皮细胞垂周壁为

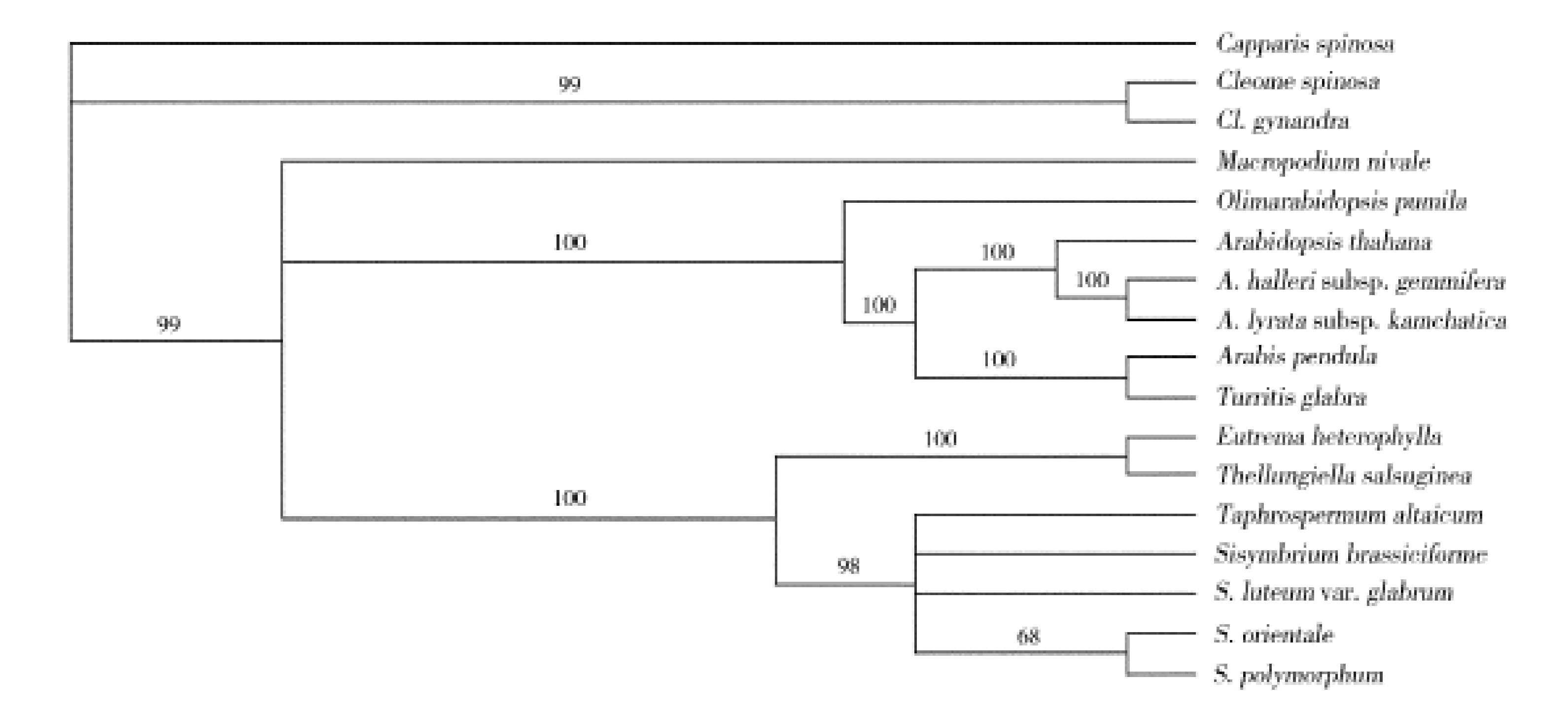


图 1　基于最大简约法（MP）构建的严格一致性树

Fig . 1　Strict consensus tree based on maximal parsimonious analysis

深波状，气孔器类型为不等细胞型，兼有少量无规则型，叶上下表皮不同形。(图版Ⅰ：11～16)

2.1.4　南芥属　垂果南芥、圆锥南芥、耳叶南芥和硬毛南芥叶上、下表皮细胞均为不规则形，叶上表皮细胞垂周壁为波状，叶下表皮细胞垂周壁为深波状，气孔器类型为不等细胞型，兼有少量无规则型，叶上下表皮近同形。(图版Ⅰ：17～24)

2.2　*trn*L 内含子及 *trn*L-F 基因间隔区序列测定结果

除拟南芥、刺山柑和白花菜外，其它种类叶绿体 *trn*L 内含子及 *trn*L-F 基因间隔区序列均由本次实验测出。所研究种类经测序拼接后，片段长度在 707 和 1331 之间，最短的是盐芥，最长的是拟南芥，相差较大，这主要是因为拟南芥的序列中插入了大量的重复序列。经排序后，共有 1529 个位点，其中 558 个为信息位点。MP 法构建的严格一致性树（图 1）树长 1486，一致性指数（CI）= 0.8311、保留性指数（RI）= 0.8642，调整后一致性指数（RC）= 0.7182，以刺山柑、醉蝶花和白花菜为外类群，所研究十字花科植物分为 3 个分支，第一分支为长柄芥族的长柄芥（我国仅一属一种）；第二分支包括南芥族的 4 个属，即：拟南芥属、南芥属、旗杆芥属和无苞芥属，其中拟南芥属的 1 种 2 亚种聚成一支，自展支持率为 100%，垂果南芥与旗杆芥聚成一支，自展支持率也为 100%，这两支再相聚，自展支持率为 100%，最后再与无苞芥相聚，自展支持率为 100%；第三分支包括大蒜芥族的 4 个属，即：山嵛菜属、盐芥属、沟子荠属和大蒜芥属，其中密序山嵛菜先与盐芥聚为一支，自展支持率为 100%，沟子荠属和大蒜芥属的 4 个种聚成一支，自展支持率为 98%，然后这两支再相聚，自展支持率为 100%。

3　讨论

3.1　盐芥属（*Thellungiella*）和拟南芥属（*Arabidopsis*）的分类学地位的叶表皮微形态证据

由叶表皮微形态结果可以看出，大蒜芥属的几种植物叶表皮特征具有一致性：叶上、下表皮不同形，而且叶上表皮细胞均为多边形，垂周壁平直或弓形弯曲；拟南芥属三种植物叶表皮特征也具有一致性：叶上、下表皮不同形，叶上表皮细胞垂周壁为浅波状，叶下表皮细胞垂周壁为深波状；而盐芥叶上、下表皮同形，叶表皮细胞为不规则形，垂周壁波状。可见，盐芥叶表皮特征既不同于大蒜芥属也不同于拟南芥属，因此，叶表皮微形态证据既不支持盐芥放在大蒜芥属中，也不支持盐芥放在拟南芥属中。盐芥 *Th. salsuginea*（Pall .）O . E . Schulz 是盐芥属的模式种，所以本研究结果支持盐芥属独立成属。拟南芥属植物叶表皮微形态与大蒜芥属植物有所不同，叶上表皮细胞为不规则形，垂周壁为浅波状；该属与南芥属植物叶表皮微形态也有所差异，南芥属植物叶上、下表皮近同形，而拟南芥属植物叶上、下表皮不同形，因此，叶表皮微形态支持拟南芥属的独立，不支持将其放在南芥属或大蒜芥属中。

3.2 拟南芥属（*Arabidopsis*）与盐芥属（*Thellungiella*）的系统学位置的分子证据

拟南芥属目前包括9个种，我国1种2亚种(Zhou等，2001)，叶芽拟南芥和琴叶拟南芥在《中国植物志》第33卷（周太炎等，1987）中，被放在南芥属，在《Flora of China》Vol.8 (Zhou，2001) 中移入拟南芥属中，从本实验研究结果看，我国分布的拟南芥属植物是一个单系，叶表皮形态与分子研究结果均很好的证明了这一点，所以支持《Flora of China》Vol.8中关于拟南芥属的处理。南芥属是南芥族的模式属，大蒜芥属是大蒜芥族的模式属，拟南芥属3种与南芥属的垂果南芥聚在一起，而且自展支持率为100%，它们与大蒜芥属从根部远远分开，从而表明拟南芥属应该位于南芥族中，而不应该位于大蒜芥族中，所以不支持 Schulz（1936）和 Al-Shehbaz (1984，1988) 以及《中国被子植物科属综论》(吴征镒等，2003) 中将拟南芥属放在大蒜芥族中的观点。在分子系统树中，盐芥先与大蒜芥族山嵛菜属的密序山嵛菜聚成一支，而且自展支持率很高，为100%，然后又与大蒜芥族的模式属 - 大蒜芥属相聚，自展支持率为100%，因而本研究认为盐芥属应位于大蒜芥族中，而且与山嵛菜属关系很近。综上所述，本研究的分子证据支持《中国植物志》第33卷将拟南芥属放在南芥族，将盐芥属放在大蒜芥族中的观点。同时，在分子树中，很明显看出，盐芥与拟南芥属的三种植物相距很远，与大蒜芥属的植物也有一定的距离，因此分子证据同样支持盐芥属的独立。

3.3 关于无苞芥属（*Olimarabidopsis*）

无苞芥属是Al-Shehbaz于1999年成立的新属，模式种为无苞芥 *Olimarabidopsis pumila*（Stephan）Al-Shehbaz等。无苞芥最早是由Stephan在1800年建立，当时是放在大蒜芥属中，学名为：*Sisymbrium pumilum* Stephan。后来由N. Busch在1909年将其放在拟南芥属中，命名为 *Arabidopsis pumila* (Stephan) N. Busch，Schulz (1924) 系统中也采用了这一处理，在《中国植物志》第33卷中，名为小鼠耳芥。无苞芥区别于拟南芥属的特征是：花黄色，而不是白色，果实被毛而不是光滑，茎生叶基耳状而不是楔形或具柄。在《中国被子植物科属综论》中，无苞芥属被认为放在大蒜芥族中，本实验结果表明，它最后才与垂果南芥、旗杆芥以及拟南芥属的1种2亚种聚在一起，明显不支持将其放在拟南芥属中，更不支持其在大蒜芥属中，支持无苞芥属的成立。同时，本研究也表明该属不应位于大蒜芥族中，而应放在南芥族中。

〔参 考 文 献〕

吴征镒，路安民，汤彦承等，2003. 中国被子植物科属综论［M］. 北京：科学出版社，505—521

邹喻苹，葛颂，王晓东，2001. 系统与进化植物学中的分子标记［M］. 北京：科学出版社，16—17

周太炎，郭荣麟，蓝永珍等，1987. 中国植物志（第33卷）［M］. 北京：科学出版社，1—453

Al-Shehbaz IA，1984. The tribes of the Cruciferae (Brassicaceae) in the southeastern United States［J］. *J Arnold Arbor*，**65**：343—373

Al-Shehbaz IA，1988. The genera of Sisymbrieae (Cruciferae；Brassicaceae) in the Southeastern United States［J］. *J Arnold Arbor*，**69**：213—237

Al-Shehbaz IA，O'Kane SL，1995. Placement of *Arabidopsis parvula* in *Thellungiella* (Brassicaceae)［J］. *Novon*，**5**：309—310

Al-Shehbaz IA，O'Kane SL，1999. Generic placement of species excluded from *Arabidopsis*［J］. *Novon*，**9**：296—307

Al-Shehbaz IA，O'Kane SL，2002. Taxonomy and Phylogeny of *Arabidopsis* (Brassicaceae). The *Arabidopsis* Book，American Society of Plant Biologists，Rockville，Maryland.

Al-Shehbaz IA，Beilstein MA，Kellogg EA，2006. Systematics and phylogeny of the Brassicaceae (Cruciferae)：an overview. Plant Systematics and Evolution (Special Volume)，89—120

APG (The Angiosperm phylogeny Group)，2003. An update of the Angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants：APGⅡ［J］. *Bot J Linn Soc*，**141**：399—436

Bailey CD，Koch MA，Mayer M *et al*. 2006. Toward a global phylogeny of the Brassicaceae［J］. *Molecular Biology and Evolution*，**8**：1—47

Bayer RJ，Starr JR，1998. Tribal phylogeny of the Asteraceae based on two non-coding chloroplast sequences，the TrnL intron and TrnL trnF intergenic spacer［J］. *Ann Miss Bot Garden*，**85**：242—256

Bayer RJ，Puttock CF，Kelchner SA，2000. Phylogeny of South African Cnaphalieae (Asteraceae) based on two noncoding chloroplast sequences［J］. *Amer J Bot*，**87**：259—272

Beilstein MA，Al-Shehbaz IA，Kellogg EA，2006. Brassicaceae phylogeny and trichome evolution［J］. *Amer J Bot*，**93** (4)：607—619

Busch N，1913. Flora Sibiriae et Orientis Extremi［M］. Leningrad：Nehnhtpar. 136

Chen ZD (陈之端)，Zhang ZY (张志耘)，1991. A study on foliar epidermis in Betulaceae［J］. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报)，**29**：156—163

Fernandez IA，Aguilar JF，Penero JL *et al*. 2001. A phylogenetic analy-

sis of Doronicum (Asteraceae, Senecioneae) based on morphologyical, nuclear ribosomal (ITS) and chloroplast (TrnL-F) evidence [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **20**: 41—46

Galloway GL, Malmberg RL, Price RA, 1998. Phylogenetic utility of the nuclear gene argine decarboxylase: an example from Brassicaceae [J]. *Molecular Biology and Evolution*, **15**: 1312—1320

Heenan PB, Mitchell AD, Koch M, 2002. Molecular systematics of the New Zealand Pachycladon (Brassicaceae) complex: generic circumscription and relationship to *Arabidopsis* s.l. and *Arabis* s.l [J]. *New Zealand J Bot*, **40**: 543—562

Hong YP (洪亚平), Pan KY (潘开玉), Cheng ZD (陈之端) *et al*. 2001. Characters of leaf epidermis and their systematic significance in Menispermaceae [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), **43** (6): 615—623

Inan G, Zhang Q, Li PH *et al*. 2004. Salt cress. A halophyte and cryophyte *Arabidopsis* relative model system and its applicability to molecular genetic analyses of growth and development of extremophiles [J]. *Plant Physiology*, **135**: 1718—1737

Mcdade LA, Moody ML, 1999. Phylogenetic Relationships among Acanthaceae: Evidence from noncoding TrnL-Trnf chloroplast DNA sequences [J]. *Amer J Bot*, **86** (1): 70—80

O'Kane, Steve L, Al-shehbaz Ihsan A, 2003. Phylogenetic position and generic limits of *Arabidopsis* (Brassicaceae) based on nuclear ribosomal DNA [J]. *Ann Miss Bot Garden*, **90**: 603—612

Pan KY (潘开玉), Lu AM (路安民), Wen J (温洁), 1990. Characters of leaf epidermis in Hamamelidaceae (s.l.) [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **28**: 10—26

Ren H (任辉), Pan KY (潘开玉), Cheng ZD (陈之端) *et al*. 2003. Stuctural characters of leaf epidermis and their systematic significance in Vitaceae [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **41** (6): 531—534

Schulz OE, 1924. Cruciferae-Sisymbrieae [A]. In: Pflanzenreich 86 (Ⅵ. 105). edited by A. Engler [M]. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1—388

Schulz OE, 1936. Crucifera [A]. In: Engler A, Prantl K eds. Die Nat Pflanzenfam, band 17B [M]. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 227—658

Taberlet P, Gielly L, Pauton G *et al*. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA [J]. *Plant Molecular Biology*, **17**: 1105—1109

Taji T, Seki M, Satou M *et al*. 2004. Comparative genomics in salt tolerance between *Arabidopsis* and *Arabidopsis-related* halophyte salt cress using *Arabidopsis* microarray [J]. *Plant Physiology*, **135**: 1697—1709

Takhtajan A, 1997. Diversity and Classification of Flowing Plants [M]. New York: Columbia University Press

Volkov V, Wang B, Dominy PJ *et al*. 2004. *Thellungiella halophila*, a salt-tolerant relative of *Arabidopsis thaliana*, possesses effective mechanisms to discriminate between potassium and sodium [J]. *Plant Cell and Environment*, **27** (1): 1—14

Wang F (王峰), Li DZ (李德铢), Yang JB (杨俊波), 2002. Molecular phylogeny of the Lardizabalaceae based on TrnL-F sequences and combined chloroplast data [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), **44** (8): 971—978

Wang YJ (王玉金), Liu JQ (刘建全), 2004. A preliminary investigation on the phylogeny of *Saussurea* (Asteraceae: Cardueae) based on chloroplast DNA TrnL-F sequences [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **42** (2): 136—153

Wang ZL, Li PH, Fredricksen M *et al*. 2004. Expressed sequence tags from *Thellungiella halophila*, a new model to study plant salt-tolerance [J]. *Plant Science*, **166**: 609—616

Warwick SI, Al-Shehbaz IA, Sauder CA. 2006. Phylogenetic position of *Arabis arenicola* and generic limits of *Eutrema* and *Aphragmus* (Brassicaceae) based on sequences of nuclear ribosomal DNA [J]. *Can J Bot*, **84**: 269—281

Yang DZ (杨冬之), Zhang ZY (张志耘), Wen J (温洁), 2000. Structural characters of leaf epidermis in Hyoscyameae Solanaceae and their systematic significance [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), **42**: 133—142

Zhang WH (张文蘅), Chen ZD (陈之端), Chen HB (陈虎彪) *et al*. 2001. Phylogenetic relationships of the disputed genus *Triplostegia* based on TrnL-F sequences [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **39** (4): 337—344

Zhou TY, Lu LL, Yang G *et al*. 2001. Brassicaceae [A]. In Wu ZY, Raven P H eds. Flora of China [M] vol 8. Beijing: Science Press; St. Louis: the Missouri Botanical Garden Press

Zhu JK, 2001. Plant salt tolerance [J]. *Trends in Plant Science*, **6**: 66—71

图版说明

图版Ⅰ: 1～24. **盐芥属与拟南芥属及相关属种的叶表皮特征。** 1～2. **盐芥**; 3～4. **东方大蒜芥**; 5～6. **多型大蒜芥**; 7～8. **无毛全叶大蒜芥**; 9～10. **无毛大蒜芥**; 11～12. **拟南芥**; 13～14. **叶芽拟南芥**; 15～16. **琴叶拟南芥**; 17～18. **垂果南芥**; 19～20. **圆锥南芥**; 21～22. **耳叶南芥**; 23～24. **硬毛南芥。**

注: 奇数为叶上表皮; 偶数为叶下表皮

Explanation of Plates

Plate Ⅰ: 1-24. Leaf epidermal features of *Thellungiella*, *Arabidopsis* and relative genera. 1-2. *Thellungiella salsuginea*; 3-4. *Sisymbrium orientale*; 5-6. *S. polymorphum*; 7-8. *S. luteum* var. *glabrum*; 9-10. *S. brassiciforme*; 11-12. *Arabidopsis thaliana*; 13-14. *A. halleri* subsp. *gemmifera*; 15-16. *A. lyrata* subsp. *kamchatica*; 17-18. *Arabis pendula*; 19-20. *A. paniculata*; 21-22. *A. auricularta*; 23-24. *A. hirsuta*.

Note: odd number—the upper epidermis; even number—the lower epidermis

孙稚颖等：图版 I SUN Zhi-Ying *et al*: Plate I